小菜蛾外颚叶链锁形成喙管结构的观察与分析

谢佼昕[1]，吴兰军[1]，孙学俊[1,2]，闫喜中[1,*]，郝　赤[1,*]

（1. 山西农业大学农学院，山西太谷 030801；2. Department of Experimental Oncology，University of Alberta，Cross Cancer Institute，Edmonton，Alberta T6G1Z2，Canada）

摘要：【目的】了解小菜蛾 *Plutella xylostella* 两根外颚叶是如何通过其背部和腹部的链锁结构形成喙管的。【方法】利用光学显微镜观察小菜蛾口器特征，扫描电子显微镜观察喙管的背、腹部以及内侧的超微结构。【结果】小菜蛾的口器由一对下唇须和位于其中间的喙管组成，喙管由两根延长的外颚叶链锁形成。喙管背部的链锁结构通过两外颚叶的柳叶板交互重叠形成。每个柳叶板有上、下两部分，通常上柳叶板比下柳叶板小，但喙管顶端部位的下柳叶板消失，上柳叶板变大且在其外侧出现三角状凸起，在变大的柳叶板与外颚叶的连接处有孔状结构；喙管背部链锁方式主要是通过上、下两侧的柳叶板相互重叠紧密结合，靠近喙管顶端部位仅为上柳叶板重叠。喙管腹部链锁通过两外颚叶的齿状钩互锁结合，每个齿状钩由形状相似的上齿钩和下齿钩组成，从喙管基部到顶端，齿状钩长度逐渐增加，但是上齿钩长于下齿钩，两齿钩之间有间隙可供对侧齿状钩插入。【结论】小菜蛾外颚叶背、腹部链锁的结构与链锁方式具有特异性，可能与喙管卷曲和伸展时的运动方式不同有关。在喙管顶端，背侧链锁结构与外颚叶之间的孔可能是食物进入喙管的部位。

关键词：小菜蛾；外颚叶；喙管；链锁；口器；超微结构；扫描电子显微镜；光学显微镜

中图分类号：Q964　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2017)07-0835-07

Structural observation and analysis of the proboscis formed by the linkage of the galeae in *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae)

XIE Jiao-Xin[1], WU Lan-Jun[1], SUN Xue-Jun[1,2], YAN Xi-Zhong[1,*], HAO Chi[1,*] (1. Agricultural College, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China; 2. Department of Experimental Oncology, University of Alberta, Cross Cancer Institute, Edmonton, Alberta T6G1Z2, Canada)

Abstract: 【Aim】 To learn how the proboscis of *Plutella xylostella* is formed by two galeae using the dorsal and ventral linkages. 【Methods】 The mouthpart characteristics of *P. xylostella* were observed under light microscope. The ultrastructure of the dorsal linkage, ventral linkage and food canal of proboscis were observed under scanning electron microscope. 【Results】 The mouthparts of *P. xylostella* consist of a pair of labial palpi, and a proboscis is located in the middle. The proboscis is linked by two extended galeae. The dorsal linkage of proboscis is formed by overlapping lance-shaped plates of galea. The dorsal linkage contains two parts, *i. e.*, upper and lower lance-shaped plates. In the apical part of proboscis, the lower lance-shaped plates disappear slowly while the upper lance-shaped plates gradually become larger and a row of triangular process appears in the outside. There are also some pores between upper lance-shaped plates and galea. The dorsal linkage is affected by a series of overlapping distally directed upper and lower lance-shaped plates of cuticle. However, in the subapical part of proboscis, the linkage is formed by the overlapping of the upper lance-shaped plates. The ventral linkage is affected by a series of closely applied, curved, toothed hooks which lock into each other from the two sides. Each toothed hook contains upper branch and lower branch with similar shape, the former being longer than the latter. From the basal part to the apical part of the proboscis, the length of the toothed hook gradually

基金项目：山西省百人计划(201144)；山西省自然科学基金项目(2015011072)；山西农业大学引进人才科研启动基金项目(2014ZZ08)
作者简介：谢佼昕，女，1991 年 9 月生，山西长治人，硕士研究生，主要研究方向为昆虫生理生化，E-mail：sxndxjx@163.com
* 通讯作者 Corresponding authors，E-mail：yanxizhong80@163.com；sxauhc@163.com
收稿日期 Received：2017-05-06；接受日期 Accepted：2017-06-06

increases. There is a gap between the two branches for the opposite side of the toothed hook inserted. 【Conclusion】The difference in the structure and linking mode of the dorsal and ventral linkage of the proboscis of *P. xylostella* may be related to the movement mode of proboscis when it coils or stretches. In the apical part of proboscis, the pores between the dorsal linkage and galea may be the place where food can be sucked in.

Key words: *Plutella xylostella*; galeae; proboscis; linkage; mouthpart; ultrastructure; scanning electron microscope; light microscope

口器是昆虫的取食器官,由于昆虫的食性和取食方式不同,口器在外形和构造上也发生了很大变化。鳞翅目的喙管由最原始的咀嚼式口器演化而来。鳞翅目可以分为4个亚目:轭翅亚目(Zeugloptera)、无喙亚目(Aglossata)、异蛾亚目(Heterobathmiina)和有喙亚目(Glossata)(Cai *et al*., 2011)。其中,前3个亚目的两外颚叶分离,不特化成喙状,而有喙亚目下颚的两根外颚叶延长形成能卷曲、伸展且具有吮吸功能的喙管——虹吸式口器(Krenn, 1990; Kristensen *et al*., 2007),液体从喙管顶端的孔进入食道(Krenn *et al*., 2001; Lehnert *et al*., 2013)。

鳞翅目成虫食性复杂,有取食花蜜、花粉的,有刺吸植物汁液、动物血液、泪液的等(Krenn, 2010)。一般来说,鳞翅目昆虫喙管上主要分布有6种感器(Faucheux, 2013),在其觅食、识别寄主、定位产卵地点、探测收集有机物等过程中发挥了重要作用(Krenn, 2010)。外颚叶背、腹部的链锁结构在成虫取食中也起到关键的作用,它们紧密连接形成食道使得液体可以顺利吸入,从而保证成虫正常的生命活动。目前关于鳞翅目成虫喙管的研究相对较少,且大都集中在其上感受器的种类等方面,对于喙管背、腹链锁结构主要在体型较大的鳞翅目成虫中有报道,如欧洲粉蝶 *Pieris brassicae* (Eastham and Eassa, 1955),菜粉蝶 *Pieris rapae* 和红斑紫蝶 *Limenitis arthemis*(Lehnert *et al*., 2016),以及长瓣夜蛾 *Arcyophora longivalvis* 和紫斑谷螟 *Pyralis farinalis* (Büttiker *et al*., 1996)等。

小菜蛾 *Plutella xylostella* 属鳞翅目(Lepidoptera)菜蛾科(Plutellidae),是十字花科蔬菜的重要害虫(Furlong *et al*., 2013)。成虫为虹吸式口器,吸食一些水和营养物质,如果糖、麦芽糖和葡萄糖等保证其完成寄主选择、交配和产卵等重要生命活动。因此研究其喙管的结构及取食机制尤为重要,然而目前关于小菜蛾外颚叶背部、腹部链锁结构形成喙管链锁机制尚未见报道,本研究主要利用扫描电镜观察小菜蛾喙管上不同区域的背、腹链锁片的结构差异,并对其链锁方式进行研究,为进一步研究小菜蛾喙管的取食与运动机制提供一定的基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料

小菜蛾为山西农业大学昆虫生理实验室饲养,人工气候箱内饲养(饲养温度为25℃,相对湿度为70% ±5%,光周期为14L∶10D)。

1.2 光学显微镜下观察小菜蛾口器

取羽化1~2 d的小菜蛾,用乙醚麻醉;用单面刀片将10 μL移液枪头顶端切除,小菜蛾固定于枪头中,其头部伸出枪头外部,可以自由活动,在SZX2-ILLT(Olympus)光学显微镜下观察头部结构并拍照;然后用10%蔗糖溶液浸湿的滤纸接触其触角,当喙管伸展时拍照。

1.3 扫描电镜下观察小菜蛾喙管

挑取10头羽化1~2 d的小菜蛾,用乙醚麻醉后,在解剖镜下用手术刀快速将小菜蛾头部切下,浸入70%的乙醇溶液中,4℃冰箱过夜。第2天用超声波清洗仪清洗3次,5 s/次。依次用75%, 90%和95%乙醇梯度脱水各15 min,用100%的乙醇脱水2次,每次15 min,用叔丁醇和无水乙醇按1∶3, 1∶1和3∶1 (v/v)分别置换15 min,最后用纯叔丁醇置换30~40 min。叔丁醇冷冻干燥2~4 h。将干燥后的组织结构用双面胶固定在扫描电镜的样品台上,离子溅射仪喷金,在S-3400N扫描电子显微镜(日本日立公司)下观察并拍照。电镜工作电压20 kV。

1.4 数据统计与分析

利用Photoshop CC 2017处理图片,Image J对图中的参数进行测量,数据分析采用IBM SPSS Statistics 21统计软件进行处理。

2　结果

2.1　小菜蛾口器的结构

小菜蛾口器由下唇须(labial palpus)和喙管(proboscis)组成,下唇须表面覆盖有大量的鳞片,喙管位于两个下唇须之间,由两个延长的外颚叶链锁形成,表面没有鳞片(图 1：A, C)。小菜蛾的两个外颚叶在羽化后会立即出现,但是其表皮仍然较软,然后它们将牢固地连在一起形成喙管。在其休息状态时,喙管卷曲为 3 ~4 圈(图 1：A);而在其取食状态时,喙管伸展(图 1：B)。

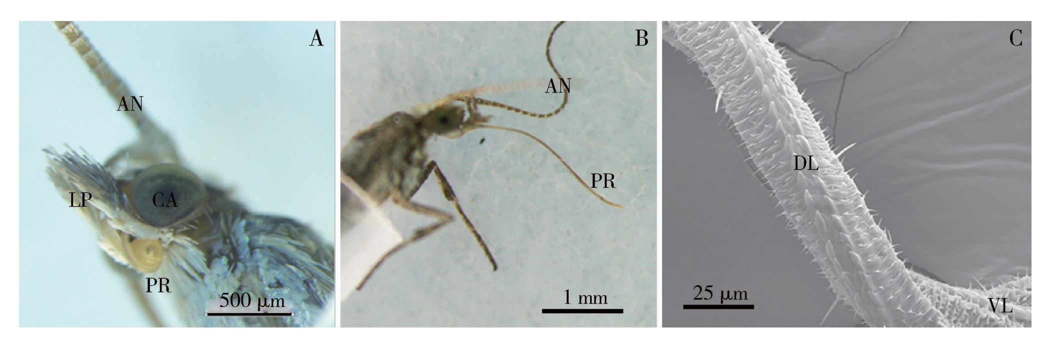


图 1　光学显微镜下小菜蛾成虫口器观察

Fig. 1　The mouthpart of *Plutella xylostella* adults under light microscope

A：喙管卷曲 Proboscis coiling；B：喙管伸展 Proboscis stretching；C：喙管背部、腹部链锁结构 Dorsal and ventral linkage of proboscis. AN：触角 Antenna；CA：复眼 Compound eye；LP：下唇须 Labial palpus；PR：喙管 Proboscis；DL：背部链锁 Dorsal linkage；VL：腹部链锁 Ventral linkage.

2.2　小菜蛾喙管背部链锁的结构与链锁方式

小菜蛾喙管背部链锁结构由外颚叶的柳叶板组成,每个柳叶板有上柳叶板(upper lance-shaped plates, ULPL)和下柳叶板(lower lance-shaped plates, LLPL)两部分,上柳叶板和下柳叶板分别由外颚叶的外壁和内壁延伸形成(图 2：A, B, C)。通常上柳叶板比下柳叶板小(图 2：A),大约距喙管顶端 1/3 处,下柳叶板开始逐渐变短直至消失,而上柳叶板则逐渐变大,喙管顶端上的上柳叶板的长度是基部的 2 ~3 倍(表 1)(图 2：B),且几乎和外颚叶平行,每个上柳叶板的基部和外颚叶之间有孔,同时在上柳叶板的外侧出现一排三角状凸起(triangular process, TPR)(图 2：B, D)。外颚叶内侧的食管有一系列连续的纵槽,每个下柳叶板基部在外颚叶内侧都会褶起一个孔,且每 2 ~3 个纵槽就会有一个孔(图 2：C)。

喙管背部链锁方式主要是通过两外颚叶上、下柳叶板相互重叠紧密结合,两侧下柳叶板与外颚叶呈一定角度倾斜,一侧的下柳叶板插入另一侧的上、下柳叶板之间(图 2：B)。靠近喙管顶端部位由于下柳叶板消失,链锁方式仅为上柳叶板的重叠。

2.3　小菜蛾喙管腹部链锁的结构与链锁方式

小菜蛾喙管腹部链锁由一系列紧密且弯曲的齿状钩(toothed hooks, TH)形成,每个齿状钩由两部分组成:上齿钩(upper branch, UB)和下齿钩(lower branch, LB),上齿钩与下齿钩外形相似并且它们的基部重叠,上齿钩长度明显比下齿钩长(图 3：F),上齿钩由外颚叶壁延伸形成,下齿钩由食管壁延伸产生,从喙管外侧只能看到上齿钩(图 3：E),两齿钩之间有间隙(图 3：F)。从喙管的基部到顶端,齿状钩逐渐变长,并且基部齿状钩的上分支有 1 ~4 个孔,孔的形状也不尽相同,有的是长条状孔,有的是圆形孔(图 3：D)。上齿钩的外侧均匀地分布着一排微毛。这些微毛基部在外颚叶上,尖端朝向腹部的链锁部位(图 3：A)。

两外颚叶合成喙管时,腹部链锁通过一外颚叶的上下齿钩与另一外颚叶的上下齿钩交错并紧密链锁(图 3：A, B)。

3　结论与讨论

小菜蛾成虫同其他鳞翅目有喙亚目昆虫一样靠喙管取食,从而保证其正常的补充营养等活动。喙管的食道是食物的通道,只有保证了食道的封闭和畅通才能保证食物顺利被小菜蛾取食。而喙管是由两个外颚叶组成,所以其链锁必须紧密且牢固才能保证食物顺利通过食道并被吸食。两个下颚的外颚叶通过两种不同的方式——背部链锁和腹部链锁连在一起。由于喙管在休息时被卷起并在取食时伸展,此运动过程会不同程度地影响喙管的背部和腹

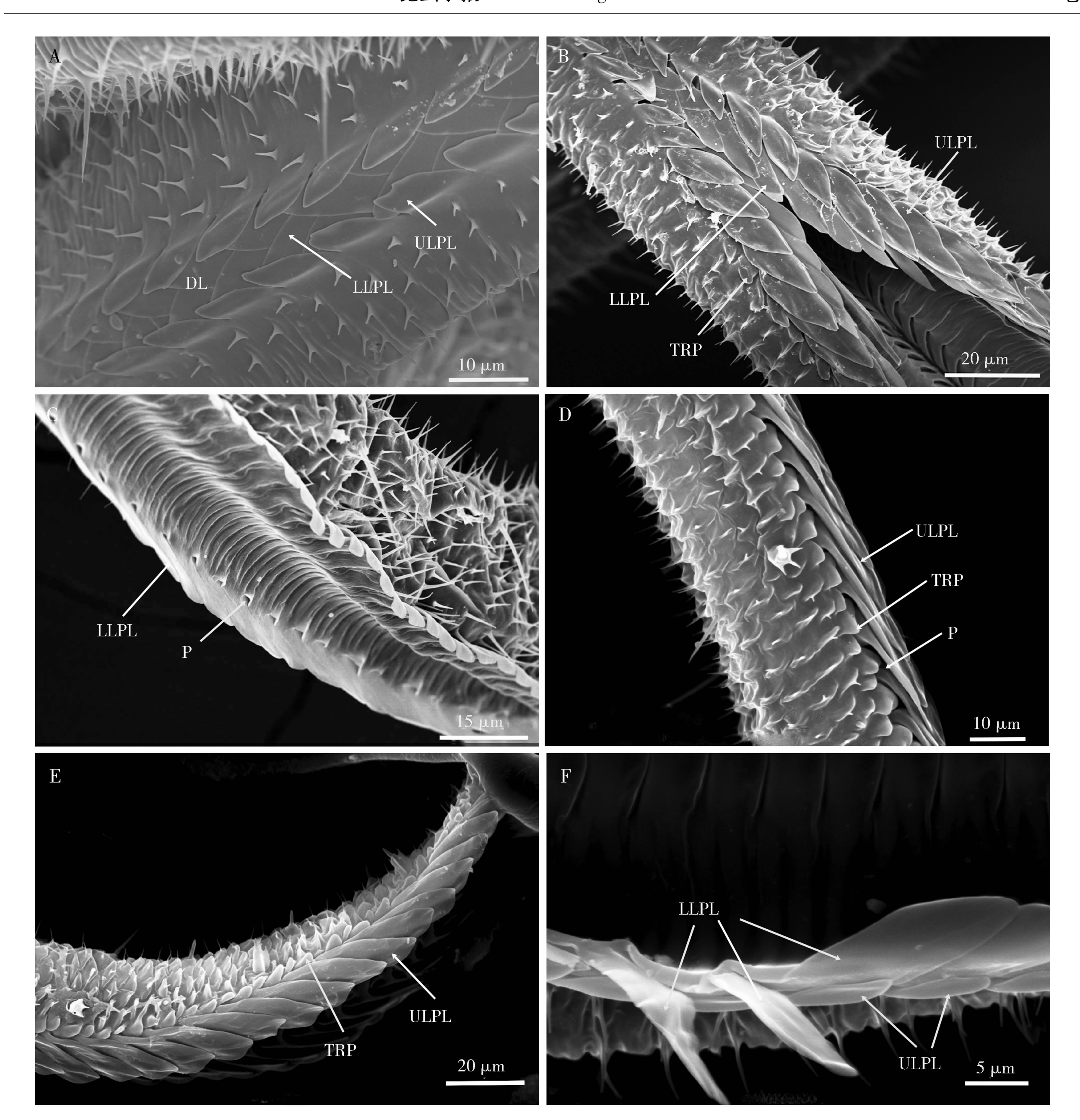


图 2 扫描电子显微镜下小菜蛾成虫喙管背部链锁结构观察

Fig. 2 Structure of the dorsal linkage of the proboscis of *Plutella xylostella* adults under scanning electron microscope

A：喙管背部柳叶板的链锁结构 Dorsal linkage of the lance-shaped plates of proboscis；B：上下柳叶板的局部分叉结构 Bifurcation structure of the upper and lower lance-shaped plates；C：背部内侧链锁结构 Internal dorsal linkage；D：喙管顶端的侧面结构 Outside of the apical part of proboscis；E：喙管顶端部位的背部链锁结构 Dorsal linkage of the apical part of proboscis；F：单个背部链锁结构 Detail of single dorsal linkage. DL：背部链锁 Dorsal linkage；ULPL：上柳叶板 Upper lance-shaped plates；LLPL：下柳叶板 Lower lance-shaped plates；TRP：三角状凸起 Triangular process；P：孔 Pore.

部。取食时喙管的背部的状态为从凸起到压缩，腹部是从凹陷到拉伸。卷曲时则发生相反的过程。

小菜蛾喙管背部链锁结构是靠每根外颚叶背部的一排柳叶板呈一定角度倾斜地相互重叠结合在一起，使得喙管在卷曲状态即背部链锁部位凸起时不被撑开。从喙管的基部到顶端，柳叶板的长度逐渐增加，它与外颚叶的角度也逐渐增加，直到喙管顶端，上柳叶板几乎与外颚叶平行，这可能是因为喙管从卷曲到伸展交替的过程中其靠近顶端的部位运动程度较大，并且成虫取食时喙管顶端几乎与液体垂直，所以这部分结构必须有相应的变化才能使得两外颚叶始终紧密结合，保证取食的顺利进行。靠近

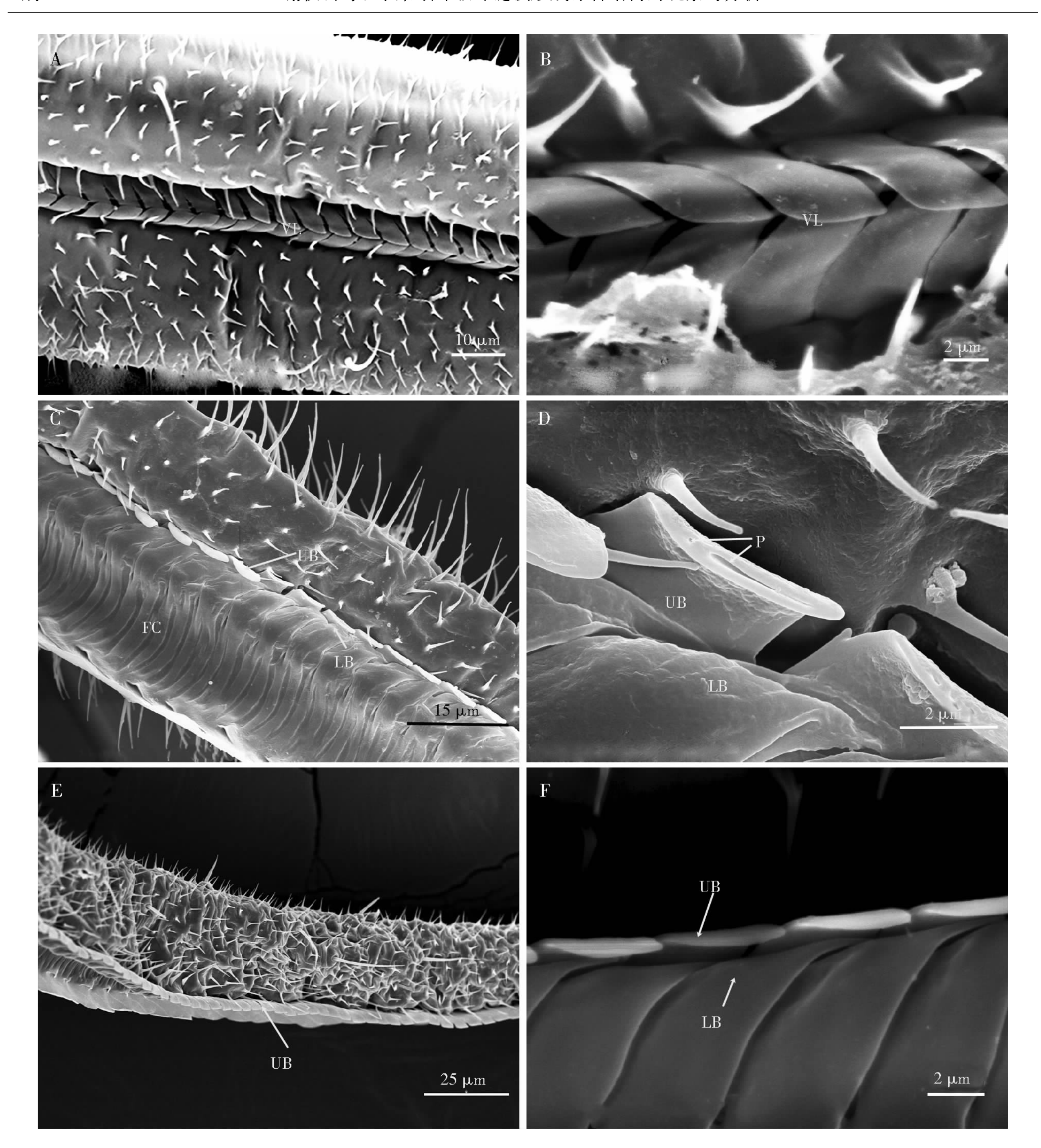


图 3　扫描电子显微镜下小菜蛾成虫喙管腹部链锁结构观察

Fig. 3　Structure of the ventral linkage of the proboscis of *Plutella xylostella* adults under scanning electron microscope

A, B：腹部链锁局部 Part of the ventral linkage；C：腹部链锁结构内侧 Interior of the ventral linkage；D：喙管基部单个腹部链锁结构组成 Element of single ventral linkage of the basal part of proboscis；E：腹部链锁结构外侧 Outside of the ventral linkage；F：单个腹部链锁结构组成 Detail of the single ventral linkage. VL：腹部链锁 Ventral linkage；FC：食管 Food canal；P：孔 Pore；UB：上齿钩 Upper branch；LB：下齿钩 Lower branch.

喙管顶端,上柳叶板的增大也可能是为了增加食管的直径,更利于取食;此时在外颚叶与背侧链锁结构的连接处有一排孔,这个区域可能是喙管深入液体中取食的部位,液体通过这些孔被吸入食管(Monaenkova *et al*., 2012；Lehnert *et al*., 2013)。每个孔口都分布着一个三角状凸起,对孔进行一定程度的遮挡,可能在成虫吸食液体的过程中起到过滤较大杂质的作用,在 *Danaus plexippus* 喙管的尖端也存在类似的三角状凸起(Lehnert *et al*., 2016)。菜粉蝶 *P*. *rapae* 和大菜粉蝶 *P*. *brassicae* 喙管的背部

表 1　小菜蛾成虫喙管基部和顶端背部链锁上柳叶板的长度及宽度

Table 1　Length and width of the upper lance-shaped plates of the dorsal linkage of the basal and apical parts of the proboscis of *Plutella xylostella* adults

	背部链锁上柳叶板 Upper lance-shaped plate of the dorsal linkage	
	长 Length (μm)	宽 Width (μm)
喙管基部 Basal part of proboscis	7.50 ± 1.25 (20) a	4.29 ± 0.70 (20) a
喙管顶端 Apical part of proboscis	22.83 ± 2.22 (15) b	7.30 ± 1.03 (15) b

喙管基部和顶端分别为喙管的基部 1/4 和顶端 1/10。表中数据为平均值 ± 标准误；每列数据后不同字母表示存在显著性差异（$P < 0.05$，t 检验）；括号内数字表示测试样本数。The basal part and the apical part of the proboscis are the basal 1/4 and apical 1/10 of the proboscis, respectively. Data in the table are mean ± *SE*. Values followed by different letters within the same column are significantly different ($P < 0.05$, Paired samples t-test). The numbers in parentheses indicate the number of test samples.

链锁结构与小菜蛾相似，也是由两部分组成，并且都是通过两侧长毛状板的重叠实现（Eastham and Eassa，1955）。红斑紫蝶 *L. arthemis* 和小红蛱蝶 *Vanessa cardui* 的背部链锁也由两部分组成，但结构与小菜蛾不同，尤其是喙管尖端（Kwauk *et al.*，2014；Lehnert *et al.*，2016）。而有的鳞翅目昆虫背部链锁结构只有一部分，如小潜细蛾属 *Phyllonorycter*（Krenn and Kristensen，2000）。长瓣夜蛾 *A. longivalvis* 和紫斑谷螟 *P. farinalis* 喙管尖端的背部链锁结构相似，都是由一系列细长的板互锁形成，这可能是与它们都取食泪液有关（Büttiker *et al.*，1996）。但它们的背部链锁结构和小菜蛾的不同，可能与它们取食的液体不同有关。

小菜蛾成虫喙管腹部链锁通过两外颚叶的齿状钩互锁形成，每个齿状钩都由上齿钩和下齿钩组成，上齿钩比下齿钩长，它们之间存在间隙可供另一外颚叶的齿状钩插入。喙管卷曲时，腹部链锁结构凹陷并处于压缩状态，一根外颚叶的上齿钩更靠近对侧齿状钩的基部；喙管延伸时腹部链锁结构相对伸展，一根外颚叶的上齿钩更靠近另一外颚叶齿状钩的远端弯曲部位，这使得腹部的链锁结构可以在喙管卷曲和伸展时都能保证两外颚叶的紧密结合，从而为小菜蛾取食提供一个封闭的食道起到至关重要的作用。喙管基部的齿状钩表面有不同数量和形状的孔，与味觉感受器的特征相似（Krenn，1998），齿状钩可能在作为链锁结构的组成部分的同时也有味觉感器的功能。下一步要通过透射电镜观察其内部是否有神经细胞以及通过单细胞记录来分析其对相关化合物的电生理反应来确定其生物学功能。在腹部链锁结构的外侧及相邻处有一排微毛，这可能对腹部的链锁结构起保护作用。大菜粉蝶 *P. brassicae* 的腹部链合机制与小菜蛾相似（Eastham and Eassa，1955），都是由齿状钩相互嵌合形成，每个齿状钩也由两部分组成。但是大菜粉蝶齿状钩的两部分之间有没有间隙，其链锁方式是将一侧的钩与对侧互锁。菜粉蝶 *P. rapae* 的腹部链锁结构也是由齿状钩组成，且齿状钩远端弯曲（Lehnert *et al.*，2016），都是通过两侧齿状钩的互锁来增加外颚叶链锁的牢固性（Krenn，1997）。

小菜蛾成虫喙管背部和腹部链锁的不同可能与喙管的运动方式有关，在喙管卷曲和伸展时，要保证喙管不会被拉开。喙管在取食时的灵活运动，背侧、腹侧链锁结构都起到关键的作用。喙管从卷曲到延伸，运动轨迹类似抛物线，喙管背部始终处于凸起的状态，腹部始终处于凹陷的状态，但是凸起和凹陷的程度不同，对应的其背部和腹部的链锁结构都是在紧密链合的情况下允许一定程度的运动。背部的柳叶板和腹部的齿状钩虽然都与外颚叶呈一定角度的倾斜，但是背部的柳叶板倾斜角度更大，直到喙管顶端几乎与外颚叶平行，并且背部链锁结构的柳叶板的长度始终比腹部链锁结构的齿状钩长，这可能是由于喙管从卷曲到伸展，其顶端的运动以及位置变化更大。喙管的背部和腹部的链锁结构可能也与成虫的取食习惯有关，取食不同的液体其结构也有所不同（Lehnert *et al.*，2016）。小菜蛾作为世界性重要害虫之一，对十字花科蔬菜造成很大的损失。成虫主要取食露水、植物汁液和蜜露等补充营养。在室内养殖时，通常用蜂蜜水给它补充营养。对于小菜蛾如何选择食物以及如何通过喙管吸食液体等取食机制，还有待进一步研究，从而为小菜蛾成虫的防治提供一定的科学依据。

参考文献（References）

Büttiker W，Krenn HW，Putterill JF，1996. The proboscis of eye-frequenting and piercing Lepidoptera (Insecta). *Zoomorphology*，116(2)：77－83.

Cai WZ，Pang XF，Hua BZ，Liang GW，Song DL，2011. General Entomology. China Agricultural University Press，Beijing. 348－

349.［彩万志，庞雄飞，花保祯，梁广文，宋敦伦，2011. 普通昆虫学. 北京：中国农业大学出版社. 348－349］

Eastham LES, Eassa YEE, 1955. The feeding mechanism of the butterfly *Pieris brassicae* L. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci*., 239(659): 1－43.

Faucheux MJ, 2013. Sensillum types on the proboscis of the Lepidoptera: a review. *Ann. Soc. Entomol. Fr*., 49: 73－90.

Furlong MJ, Wright DJ, Dosdall LM, 2013. Diamondback moth ecology and management: problems, progress, and prospects. *Annu. Rev. Entomol*., 58(1): 517.

Krenn HW, 1990. Functional morphology and movements of the proboscis of Lepidoptera (Insecta). *Zoomorphology*, 110: 105－114.

Krenn HW, 1997. Proboscis assembly in butterflies (Lepidoptera) – a once in a lifetime sequence of events. *Eur. J. Entomol*., 94(4): 495－501.

Krenn HW, 1998. Proboscis sensilla in *Vanessa cardui* (Nymphalidae, Lepidoptera): functional morphology and significance in flower-probing. *Zoomorphology*, 118(1): 23－30.

Krenn HW, 2010. Feeding mechanisms of adult Lepidoptera: structure, function, and evolution of the mouthparts. *Annu. Rev. Entomol*., 55: 307－327.

Krenn HW, Kristensen NP, 2000. Early evolution of the proboscis of Lepidoptera (Insecta): external morphology of the galea in basal glossatan moths lineages, with remarks on the origin of the pilifers. *Zool. Anz*., 239(2): 179－196.

Krenn HW, Zulka KP, Gatschnegg T, 2001. Proboscis morphology and food preferences in nymphalid butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *J. Zool. Lond*., 254(1): 17－26.

Kristensen NP, Scoble MJ, Karsholt O, 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. *Zootaxa*, 1668: 699－747.

Kwauk KJ, Hasegawa DK, Lehnert MS, Beard CE, Gerard PD, Kornev KG, Adler PH, 2014. Drinking with an unsealed tube: fluid uptake along the butterfly proboscis. *Ann. Entomol. Soc. Am*., 107(4): 886－892.

Lehnert MS, Beard CE, Gerard PD, Kornev KG, Adler PH, 2016. Structure of the lepidopteran proboscis in the relation to feeding guild. *J. Morphol*., 277(2): 167－182.

Lehnert MS, Monaenkova D, Andrukh T, Beard CE, Adler PH, Kornev KG, 2013. Hydrophobic-hydrophilic dichotomy of the butterfly proboscis. *J. R. Soc. Interface*, 10(85): 20130336.

Monaenkova D, Lehnert MS, Andrukh T, Beard CE, Rubin B, Tokarev A, Lee WK, Adler PH, Kornev KG, 2012. Butterfly proboscis: combining a drinking straw with a nanosponge facilitated diversification of feeding habits. *J. R. Soc. Interface*, 9(69): 720－726.

（责任编辑：马丽萍）